



TITLE:

多様性のダイナミクス(2000年度基礎物理学研究所研究会「大自由度進化モデルの力学系研究」,研究会報告)

AUTHOR(S):

時田, 恵一郎

---

CITATION:

時田, 恵一郎. 多様性のダイナミクス(2000年度基礎物理学研究所研究会「大自由度進化モデルの力学系研究」,研究会報告). 物性研究 2001, 77(3): 515-523

ISSUE DATE:

2001-12-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/97145>

RIGHT:

## 多様性のダイナミクス

大阪大学 サイバーメディアセンター 大規模計算科学研究部門

時田 恵一郎<sup>1</sup>

研究会当日は「イントロダクションと問題提起」と称して、数理生物学・理論生態学の歴史において、大自由度力学系の観点から取り組まれてきたものを取り上げ、特に統計力学、計算物理学、複雑系に関連するいくつかモデルについて概説した。筆者らが標榜してきた「大自由度理論生態学」は今現在を含めこれまで決して理論生態学の主流になったことはない。ゆえに、かなり偏ったレビューになったことは敢えて否定しない。しかし、難波利幸氏が伝統的かつ現在主流の数理生物学モデルについて完璧なレビューをして下さり、野外／実験研究、理論研究のいずれにおいても、自由度の大きい系の複雑な振る舞いを理解しようという流れが確実に生まれつつあるという感触を得ることができたのが大変心強かった。本稿では、講演 [1] で触れた話題のうち、物理との関連の深いものについて簡単にまとめる。さらに、自然の生態系に頻繁に見出される特徴的な「種数と個体数の関係」についても簡単に触れたい。

### 1 地球上の生物多様性は急激に減少している

あらゆる数理生物学のテキストの最初に出てくるモデルは、指数成長のモデル ( $\dot{x} = Rx$ ) である。バクテリアなどは、生活資源が枯渇するまでこの式に従って個体数が爆発的に増大する。Mark Newman 氏のホームページ [2] にも地球人口について同様のグラフが示されており、一見すると「なるほど、人類もこれまでは指数関数的に増殖してきたのか」と思ってしまうが、実は、指数関数よりもさらに速い曲線 ( $\dot{x} = Rx^2$ ) に当てはまると書いてあり驚かされる (2020 年に人類の個体数は「発散」するようだ!)。早晚曲線が飽和することは間違いないが、とにかく個体数動態の観点からも人類は極めて特殊な存在である。この異常な増殖により地球史的な規模の動植物大絶滅が引き起こされており、それに対する危機感から、1992 年にブラジルでの地球サミットで「気候変動防止枠組み条約」が締結されたのと時を同じくして「生物多様性条約」が結ばれた。生物多様性を保全することは果たして本当に必要なのか、どの生物を生き残らせればよいのか、どうしたら必要な生物が絶滅しないようにできるか、自然はどのように生物多様性を保っているのか。これら全てが古くて新しい生物学上の大問題であり、現在もそれらに答える包括的な理論・実証研究はないといってよいと思う。

---

<sup>1</sup> URL: <http://www.acty.phys.sci.osaka-u.ac.jp/~tokita/>

## 2 生態学のパラドックスと大自由度モデル

確かに地球上の生物多様性は急激に減少している。しかし、今でも熱帯雨林や珊瑚礁を眺めてみれば、多種多様な生物が、捕食・被捕食、相利共生、競争、寄生などといった、複雑な種間関係を介して巨大な生態系を保っていることがわかる。熱帯にまで出かけなくても、庭を掘り返して調べてみれば、ほんのひとかけらの土の中に、種の同定も不可能／無意味な膨大な種類の微生物がぎっしり共存していることがわかる [3]。地球上には数千万種もの生物が存在するという計算もあるが、そもそもどうしてこんなに多くの生命が共存しているのか。これに対して1960年代までの生態学者たちは、たくさんの種が共存する複雑な生態系は、単純な生態系よりもより安定に存続できるからだ、と考えていた [4, 5]。しかし、1970年代になって、理論研究者が簡単な生物群集の大自由度モデルを使って、全く逆の結論を導いた [6, 7, 8, 9]。これが、「20世紀の生態学における未解決問題 [10]」の一つとして知られる、いわゆる「生態学(多様性)のパラドックス」である。以下、この問題の契機となった数値解析、ランダム行列の理論による結果を紹介する。

イリノイ大学「生物コンピュータ研究所 [11]」 (!) の Gardner と Ashby は、1972年の「大自由度(サイバネティック)力学系の結合度：安定性の臨界値 [6]」と題する論文の中で、線形写像

$$\vec{x} = A\vec{x} \quad (1)$$

の安定性を調べた。 $A$  は対角成分が  $[-1, -0.1]$  の一様乱数、非対角成分が  $[-1, 1]$  の一様乱数で与えられる時間変動しない  $N$  次元ランダム行列であり、さらに各要素に確率  $1-C$  で強制的に 0 を割り当てる ( $C$  は「結合度」)。この系に対して、 $A-I$  ( $I$ : 単位行列) を数値的に対角化することにより、多数のランダム行列サンプルに対して、(1) が安定になる割合を調べた。結果は、自由度  $N$  が大きくなると ( $N > 20$ )、結合度が  $C < C_c$  ( $\sim 0.13$ ) であれば、ほぼ全てのサンプルで安定、 $C < C_c$  ではほぼ全てのサンプルで不安定となり、シャープな転移が見出された。(1) は、「 $N$  種ロトカ・ボルテラ方程式」等の一般的な進化方程式 [12] の内部平衡点近傍での線形安定性を決めるので、生態学の言葉で言い換えれば、多様性が高く(種数が多く)、密な相互作用 ( $C$  大) を持つ複雑な系は不安定であり、絶滅が起こる(個体数  $\vec{x}$  が全て 0 でない「全種共存解」が安定でない)ことを意味する。この結果は、数値シミュレーションによる複雑系解析の金字塔と言ってもよいかと思う。野外・実験生態学者の予想を単純なモデルを用いた理論でうち砕いたからだ。この後 May は、時間連続な式

$$\frac{d\vec{x}}{dt} = A\vec{x} \quad (2)$$

に対して、ランダム行列理論を用いて、Gardner と Ashby の結論を解析的に導いた [7]。ここで、 $A$  は  $N$  次元の実非対称ランダム行列であるとする(対角要素は  $-1$ 、非対角要素は平均 0、分散  $v$  の時間変化しないランダム定数で、さらに確率  $1-C$  で 0 になるものとする)。種数無限大 ( $N \rightarrow \infty$ ) の極限で  $A$  の固有値が半円分布すること (Wigner 則) が知られているので、その最大値を見積もることができる。その最大値と対角要素  $-1$  の和が正にならないければ、系は安定(全種共存可能)である。結果は、「 $vCN < 1$  で安定、 $vCN > 1$  で不安定」となる。この結論は、Gardner と Ashby の結果に加えて、相互作用の分散の大きさも結合度と同等に系の安定性に寄与することを示して

いる。生態学の言葉で言い換えれば、種間相互作用が種内競争よりも強ければ系は不安定、ということになる。上記のモデルは、複雑さと安定性の関係 [13] について再考を促し、のちの生態学研究に大きな影響を与えた。ただし、種間相互作用のランダム性が仮定されており、その非対称性 ( $a_{ij}$  と  $a_{ji}$  が無相関) の生態学的意味付けが難しい (A 種が B 種の個体数変動に与える影響とその逆が無相関であるとは通常考えられていない) ことから、複雑に見える自然界の種間相互作用はランダムではなく、安定性をもたらす構造が隠されているのではないかと考えられるようになった。そして、現在も自然界の多様な相互作用の検出は、生態学における野外・実験研究の主要テーマとなっている。

### 3 ランダム相互作用をもつ進化力学系

前節で取り上げた Gardner と Ashby および May (以下 GAM と略す) らの理論研究は、いずれも大自由度ランダム相互作用モデルの全種共存解 (内部平衡点) の局所安定条件に関するものである。しかし、相互作用がランダムであれば、そもそもロトカ・ボルテラ方程式等の一般的な進化力学系が内部平衡点を持つ確率は大自由度極限では 0 である (解  $x$  の全成分が第 1 象限になければならないから)。ゆえに、大自由度ランダム系では前節の解析の前提である内部平衡点が存在せず、例え全種共存の初期状態から出発しても必ず絶滅が起こることになる。よって、大自由度ランダム相互作用モデルに対する次の興味は、絶滅を伴う大域的な振る舞いがどうなるか、最終的にどのような部分系へと収束するのか、であろう。

Tregonning と Roberts [14] は、ランダム相互作用を持つ大自由度ロトカ・ボルテラ方程式の数値解を形式的に求め、個体数が負の種のうち絶対値が最大のものを系から取り除くという操作を行った。さらに、残った部分系に対して、全ての個体数が正になるまでこれを繰り返した。この除去操作は、内部平衡点を持つ系を見つける一つのアルゴリズムになっている。しかしながら、そこでわかったことは、最初に大きな系から始めても、ほとんどの場合最後に得られる安定な系は、自由度の小さな系であり、任意の規模の複雑な相互作用を持つ系を生み出すことは非常に困難であるということだった。

上記の困難は、大自由度ロトカ・ボルテラ方程式と位相的に同相なレプリケータ系

$$\frac{dx_i}{dt} = \left\langle \sum_{j=1}^N a_{ij} x_j - \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^N a_{jk} x_j x_k \right\rangle \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (3)$$

$$\sum_{i=1}^N x_i = 1 \quad (4)$$

に対する統計力学的な解析によっても示唆されている。Diederich と Oppen [15] は、実対称なランダム相互作用 ( $a_{ij} = a_{ji}$ ,  $a_{ii} = -1$ ) をもつレプリケータ系 (対称相互作用系は時間連続な集団遺伝学の方程式に対応する [12]) を、スピングラス (磁性合金) 理論で使われるレプリカ法を用いて調べ、絶滅率  $\alpha \equiv (1/N) \sum_i \theta(-x_i)$  ( $\theta(x) > 1$  if  $x > 0$ ) や解の個数などを計算した。対称相互作用をもつレプリケータ系は、平均適応度  $\sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^N a_{jk} x_j x_k$  がリアプノフ関数 (単調増加関

数)になるので、これをエネルギーに見立てることにより平衡統計力学による扱いが可能になる。式(4)の条件から、スピングラスの「単体 (Simplex)」モデルと呼んでもよいかもしれない。この解析により、絶滅率はランダム相互作用の分散  $v$  の減少とともに 1 から滑らかに減少すること、 $v > v_c = 1/(2N)$  の範囲で平衡点の数が指数関数的に増大することがわかっている。GAM の解析は非対称系に対するものなので単純な比較はできないが、対称系に対するここでの解析は、内部平衡点 (全種共存解) が不安定化しても、最終的に残る多様度は非連続的に減少することはないということを示している。しかし、 $v > v_c$  の範囲ではレプリカ対称性の仮定が正しくない可能性があり、レプリカ対称性の破れを考慮した場合にも同じ結果になるかどうかは明らかではない。

また、Oppen と Diederich [16] は、GAM の理論に対応するような非対称相互作用をもつレプリケータ系について、統計力学的な扱いが可能なパラメータ領域、すなわち、内部平衡点が基底状態であつ、局所安定である条件を導いている。さらに、絶滅率  $\alpha = 1/2$  を与えるパラメータ値が GAM の臨界点になっていることを示している。

GAM が対象とした非対称相互作用系における、内部平衡点の不安定領域での絶滅率の計算は一般には困難である。非対称相互作用系は、対称相互作用系のようにリアプノフ関数を持たず、系のダイナミクスが勾配的でないので、平衡統計力学的解析は役に立たない。非対称系では、本質的に非平衡系としての性質が顕わとなり、リミットサイクル、カオス、ヘテロクリニック軌道など、あらゆる複雑な振る舞いが見られるからである。我々が「絶滅ダイナミクス」[17] と呼ぶモデルを用いて、非対称相互作用系に対して行った解析は、対称相互作用系での解析結果と同様に、最終的に生き残る種数はランダム相互作用の分散  $v$  に依存することを示している。また、GAM の不安定領域、特に  $v$  が十分大きい領域では、初期の種数によらず、生き残る種数のオーダーは  $O(N)$  ではなく  $O(1)$  となる。つまり、もとの種数  $N$  が大きければ大きいほど規模の大きな絶滅 (大絶滅) が起こることを示唆している。いずれの解析も、大自由度ランダム相互作用進化力学系は、少なくとも、相互作用行列が対称もしくは非対称で、種間相互作用の分散が種内競争の絶対値よりも大きいと、初期の多様度をほとんど保つことができないということを示している。

これに対し、最近茶碗谷毅氏と筆者は、種間相互作用を捕食・非捕食タイプに限定することにより (反対称ランダムレプリケータ系)、GAM の不安定領域、特に  $v$  が十分大きい領域であつても、多様性が初期のオーダーに保たれ、任意の規模の複雑な相互作用を持つ系が生み出されることを発見した [18]。これについては茶碗谷氏の報告を参照されたい。

なお、上記のようなランダム相互作用系の研究は、「バッチ」で構成した群衆は安定に存続できないことを強く示唆しているが、それは進化を無視しているからであり、新しい種が「オンライン」で既存の系を壊さないように加わっていけば、複雑で安定な系が構成できるのではないかと、いう考え方がある。これは Community Assembly の理論と呼ばれている [19]。この場合も、あらゆるタイプの種間相互作用を持ち、何百種もの種が共存する系を構成することはこれまでできなかったが、安富歩氏と筆者は、表現型における中立突然変異を考えることにより、相互作用のタイプを捕食・非捕食等に限定することなく任意の規模の系が進化することを示している [20]。ここで進化した系の相互作用行列はほとんど対称行列であり、各要素の分布は、ある平均値  $m(> 0)$

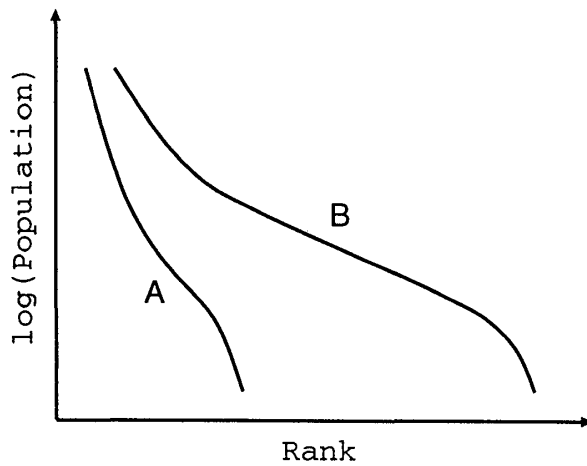


図 1: 個体数の順位 (rank)-サイズ関係

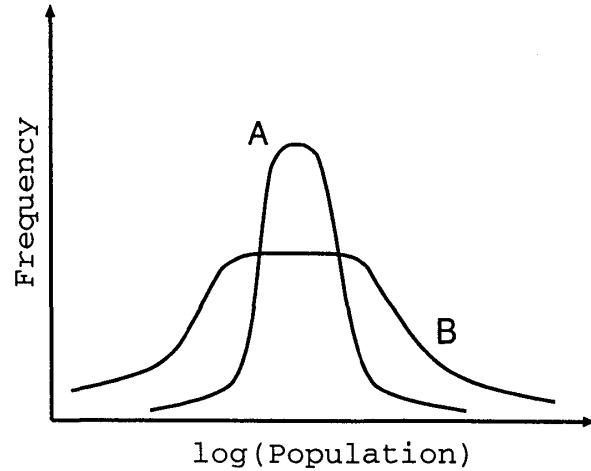


図 2: 個体数 (の log) の分布

のまわりのガウス分布に近い。ゆえに、進化的に得られる系は、上で紹介した Diederich と Oppen が解析した対称ランダム系に「強磁性的な」相互作用が加わって

$$P(a_{ij}) = \frac{1}{\sqrt{2\pi v}} \exp\left(-\frac{(a_{ij} - m)^2}{2v}\right), \quad (a_{ij} = a_{ji}) \quad (5)$$

のような型の分布を持つものとなる。 $m$  は共生の度合いであると解釈できる。これが種間相互作用の分散よりも十分大きければ ( $m \gg v$ )、相互作用のランダムネスが相対的に弱まるので、明らかに全種共存解は安定であることがわかり、このような系が進化した理由も直感的に理解できる。さらに、対称ランダム系のアトラクタは全て平衡点であり、進化した系の各種の個体数変動の幅が非常に小さく安定しているということとも符合している。注意したいのは、ここで「共生」という場合、(3) 式の大自由度レプリケータ系の相互作用に対してであって、系の生態学的な意味付けは、対応する等価な大自由度ロトカ・ボルテラ系での相互作用で行う必要がある、ということである。(3) 式にみるように、レプリケータ系における  $i$  番目の種の「増殖率」は、 $i$  の適応度  $\sum_j a_{ij} x_j$  と、その平均  $\sum_{jk} a_{jk} x_j x_k$  の差で表現されているため、 $a_{ij}$  をそのまま生態学的な相互作用と解釈することはできないからだ。そこで、対応するロトカ・ボルテラ系での相互作用を調べてみると、共生関係だけでなく、捕食・非捕食、競争等を含む、複雑なものとなっていることがわかった。ロトカ・ボルテラ系で眺めると複雑な相互作用を持つ系も、等価なレプリケータ系に焼き直して考えることで、統計力学的な解析が可能な形式になっていることがわかり興味深い。

#### 4 種一個体数関係

前節における、ランダム相互作用を持つ大自由度進化力学系の研究は、生態系の精密なモデルを構成しその振舞いを自然と比較する、という類のものではない。むしろ、生態学のパラドックスの解答として、「複雑で多様な相互作用を持つ大自由度進化力学系が安定な場合は確かにある」ということを示すことを目的とするものであったともいえる。「複雑さは安定性と決して相容れ

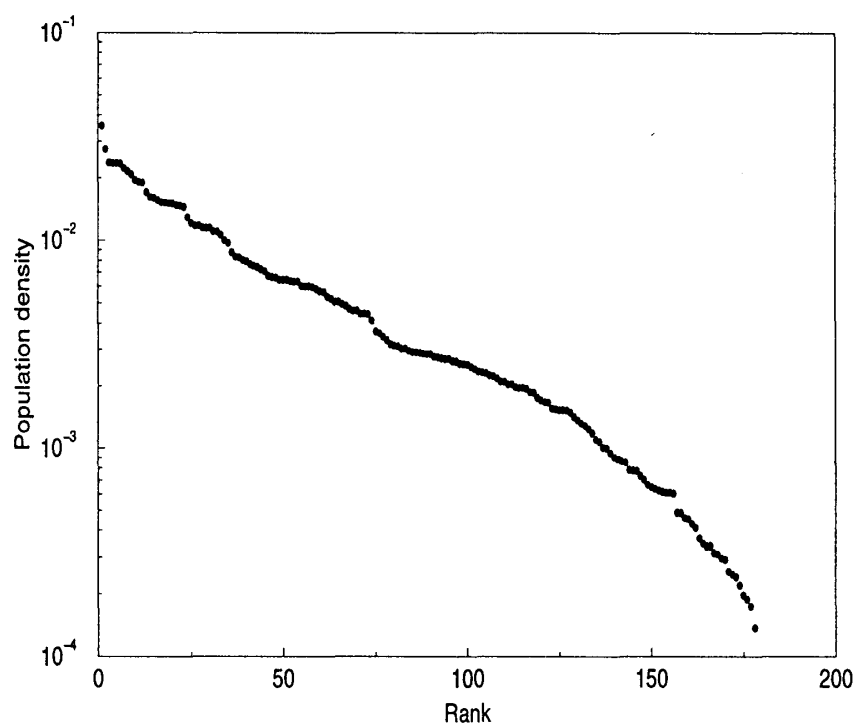


図 3: 中立突然変異によって進化したモデル系の個体数の順位 (rank)-サイズ関係

ないものではない」ということ以上に、大自由度進化力学系の理論が、実際の生態系に対する野外・実験研究と情報を交換できる可能性があるだろうか。多種が関わる大規模生態系の野外・実験研究は、空間・時間のスケールが大きく、実証には非常に時間がかかり、理論の予測との比較も容易ではない。しかし、多数の種が含まれる群集について比較的よく調べられている量がある。いわゆる「種-個体数関係 (Species abundance pattern)」である。ある地域に共存する生物種を個体数が多い順番に並べ、縦軸を対数でスケールすると、図 1 の A と B のような曲線が得られる。このような関係は、様々な環境での、様々な動物種、植物種の群集について共通して普遍的に見られることが知られている [21, 22, 23]。さらに、種数が少なく、群集構造が比較的単純な、過酷な環境下では、A のようなタイプになり、熱帯雨林のように種数が多い環境では B のようなタイプが見られることも知られている。この関係を与えるメカニズムについては様々な理論がある [24, 25, 26, 27, 23] が、微視的な個体群動態の方程式や、多種の進化方程式から導かれてはいない [28]。一方、前節で触れた表現型の中立突然変異を考慮した大自由度進化方程式のモデルにおいても、進化した群集について種-個体数関係をプロットしてみると図 3 のようになり、図 1 と同様の曲線が得られているが、その理由は明らかではない。以下では、図 1 のような種-個体数関係を与える最も単純なメカニズムについて考えてみる。

種-個体数関係が、図 1 のような個体数の対数  $y = \log(x)$  の順位-サイズ関係  $y = y(n)$  で表されているとする。ここで、 $n = 1, 2, 3, \dots, N$  は各種の個体数を大きい順に並べたときの順位であり、 $y(n)$  は  $n$  番目に多い個体数を持つ種の個体数の対数である。 $N$  は種数である。定義より  $i \geq j$

であれば  $y(i) \leq y(j)$  であり、 $y(n)$  は  $n$  の非増加関数となる。このため、逆関数  $n = n(y)$  を定義することができる。ここで全種数  $N$  が十分大きいと仮定すると、 $n(y)$  は連続であると考えることができ、 $|dn(y)/dy|$  は個体数 (の対数)  $y$  をとる種数、つまり  $y$  の分布を与える。図 2 の曲線 A および B は、図 1 の曲線 A と B に対応する  $y$  の分布である。A のような種数が少ない、過酷な環境下では、個体数の分布が幅の狭い対数正規分布に近く、B のように種数の多い環境では、個体数分布にプラトーがあり、平均が少しずつ異なる対数正規分布の重ね合わせに近い。

個体数の分布が対数正規分布になる最も単純なメカニズムは、全ての種の増殖率が同じ統計性をもつランダム変数となっていて、個体数  $x_i$  の平均値 ( $\bar{x}$ ) からのずれ  $z_i = x_i - \bar{x}$  が

$$\frac{dz_i}{dt} = \xi z_i \quad (6)$$

に従う場合である。一般には、個体数の平均値  $\bar{x}$  は、種ごとに異なるはずだが、その場合にも、 $\xi$  の統計性が同じであれば、 $\bar{x}$  が一様に分布していて (ゆらぎが  $\xi$  よりも小さければ)、図 2 の B のような個体数分布を与える。問題は、これが複雑で密な相互作用を持つ大自由度進化力学系においても成り立っているかどうかである。先に述べたランダム反対称系 [18] においては、増殖率自体は全ての種で統計性が同じに見えるが、個体数の平均値 ( $\bar{x}$ =内部平衡点におけるそれぞれ種の個体数) の分布が単純でないために、分布は図 2 のような対数正規分布 (もしくはその重ね合わせ) にはなっていないようである。これについては別の機会に報告したい。

なお、種一個体数関係のモデルには、等比級数則など対数正規分布以外にも様々なものがあり、資源 (ニッチ) の分割等の観点から生態学的な妥当性が調べられているが [23]、それらに対しても大自由度進化力学の立場からの説明の可能性を模索しているところである。

## 5 おわりに

上記のような大自由度ランダム進化方程式系の解析から得られた結果・予測を、実際に野外・実験研究で検証するのに大変な労力を要することは明らかで、気軽に調べてくれと頼むわけにもいかないが、時間スケール、空間スケールの小さい等価な系での検証が可能なのではないかと考えている。筆者は、本研究会世話人の一人である横山和成氏と、微生物群集を使った実験も行っており、本稿で紹介した知見の検証を試みている。

## 謝辞

ここで紹介した研究のいくつかは、安富歩氏 (東大)、茶碗谷毅氏 (阪大) との共同研究である。日頃の両氏との有益な議論に感謝する。数値計算の一部は、東京大学物性研究所スーパーコンピュータシステムで、他の一部は、筆者らによる待兼山 PC クラスタシステム (<http://www.mhill.org>) で行った。筆者は、文部科学省科学研究費の助成を受けている (No. 12740235, 11837010, 13831006)。最後になるが、今年京都大学学術出版会から出版された「群集生態学の現在 (佐藤・山本・安田編)」は非常に刺激的で、大変参考になった。この本は 10 年間に渡る日本生態学会での若手によ



る自由集会の講演予稿をコンパイルしたものだそうであるが、日本の生態学が世界をリードしている理由の片鱗を見る思いがする。本研究会にご参加頂いた難波利幸氏も寄稿されている。理論のパートは少ないが、この分野に興味のある分野外の人には非常によい入門書になると思う。

## 参考文献

- [1] 講演スライド <http://www.wacty.phys.sci.osaka-u.ac.jp/~tokita/2001YITP.htm>
- [2] <http://www.santafe.edu/~mark/> Mark Newman 氏については、「絶滅の平均場模型」や最近では「Small world network の平均場模型」でご存じの方も多いと思う。
- [3] 本誌横山氏の報告参照。
- [4] MacArthur, R. H., *Ecology*, **36**, 439 (1955)
- [5] Elton, C. S., *The ecology of invasion by animals and plants*, Mathuen, London (1958) (エルトン著・川那部浩哉ほか訳『侵略の生態学』, 思索社, 1971 年)
- [6] Gardner, M. R. and Ashby, W. R. *Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: Critical values for stability*, *Nature* **228**: 784-784 (1970)
- [7] May, R. M. *Will a large complex system be stable?* *Nature* **238**:413-414 (1972)
- [8] May, R. M., *Stability and complexity in model ecosystems*, 2d ed., Princeton University Press, Princeton, N.J., (1974)
- [9] Roberts, A., *Nature* **251**, 607 (1974)
- [10] May, R. M. *Unanswered questions in ecology*, *Phil. Trans. R. Soc. London B* **264**: 1951-1959 (1999)
- [11] 残念ながら現在はもう存在しない。
- [12] Hofbauer, J. , and Sigmund K. *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge: Cambridge Univ. Press (1998); 竹内・佐藤・宮崎訳「進化ゲームと微分方程式」現代数学社, 2001 年
- [13] 物理が複雑性と安定性の問題を意識するようになったのは、この 15 年程あとのスピングラスの平均場理論からだと思う。
- [14] Tregonning, K., and Roberts, A., *Nature*, **281**, 563 (1979)
- [15] Diederich, S. and Oppen, M., *Physical Review A*, **39**, 4333 (1989)
- [16] Oppen, M. and Diederich, S., *Physical Review Letters*, **69**, 1616 (1992)

- [17] Tokita, K., and Yasutomi, A. *Mass Extinction in a Dynamical System of Evolution with Variable Dimension*, *Phys. Rev. E*, **60**, 682-687 (1999)
- [18] Chawanya, T. and Tokita, K. *Large-Dimensional Replicator Equations with Antisymmetric Random Interactions*, *J. Phys. Soc. Jpn*, in press, (2001)
- [19] Pimm, S. L. *The balance of nature?*, Chicago University Press (1991)
- [20] 時田恵一郎, 「はい、複雑な系が安定な場合があります」 —30 年来の「生態学のパラドックス」への解答—, 計測自動制御学会 第 23 回システム工学部会研究会「オープンダイナミックスの諸相」 研究会資料, (<http://www.wacty.phys.sci.osaka-u.ac.jp/~tokita/Papers/2001OpenDynamics.ps>) (2001); Tokita, K. and Yasutomi, A. Emergence of a complex and stable ecosystem in replicator equations with extinction and neutral mutation. *Preprint* (2001);
- [21] Magurran, A. E., *Ecological Diversity and Its Measurement*, Princeton University Press (1988)
- [22] Morin, P. J., *Community Ecology*, Blackwell (1999)
- [23] Tokeshi, M., *Species Coexistence*, Blackwell, (1999)
- [24] May, R. M. *Patterns of species abundance and diversity in: Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody, M. L. and Diamond, J. .M), Belknap Press of Harvard University Press, 81-120 (1975)
- [25] Sugihara, G. *Minimal community structure: an explanation of species abundance pattern*, *Americal Naturalist*, **116**, 770-787 (1980)
- [26] Hubbell, S. P. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299-1309 (1979)
- [27] Hubbell, S. P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, **16**, Suppl.:S9-S21 (1997)
- [28] 1970 年代以降は、理論的に種—個体数関係の生態学的背景を探究する研究は下火になったようである。なぜなら、全く異なる仮定に基づく複数のモデルが同じ関係を与えたり、駐車場の自動車の車種と台数の関係も同じ曲線を与えたりといったことがあった [29] ため、そもそも種—個体数関係が本当に生態学的由来をもつものなのかどうか疑問がもたれるようになったからである。もっとも、商品の「個体数」動態についての「経済力学」が、生態学的・進化的力学と同じ理論的基盤を持っても不思議ではない。これについては、本誌安富氏の報告を参照。
- [29] Gaston, K. J. ., Blackburn, T. .M. and Lawton, J. H. *Comparing animals and automobiles: a vehicle for understanding body size and abundance relationships in species assemblages?* *Oikos*, **66**, 172-179 (1993)